Über einen neuen Fall der Kleistogamie.

Von

Dr. Johann Tuzson.

Mit Taf. I u. II.

In einer vorläufigen Mitteilung[1]) habe ich schon früher über zwei bei Esztergom in Ungarn vorkommende, 30—40jährige Exemplare der kleistogamen Robinie (*Robinia pseudacacia* L. *forma cleistogama*) berichtet, welche — soweit man aus Beobachtungen während 6 Jahren folgern kann — die Eigenschaft der Kleistogamie konstant und ausschließlich besitzen. Diese Eigenschaft konnte auch schon an einem 6—8jährigen Wurzelausschlag derselben beobachtet werden.

Ich habe auch dargelegt, daß in diesem Falle die Entstehung der kleistogamen Blüten von allen jenen äußeren Einflüssen, welche von den verschiedenen Verfassern, die sich seit Dillenius mit dieser interessanten Frage der Blütenbiologie befaßten, als die Ursachen der Erscheinung erklärt wurden, ganz unabhängig zu sein scheint, und mit fast voller Bestimmtheit als eine innere, dem ganzen Wesen der Pflanze zukommende Eigenschaft zu betrachten sei.

Die einzelnen Teile meiner ersten Mitteilung habe ich durch eingehendere Untersuchungen erweitert, deren Ergebnisse in folgendem besprochen werden sollen.

Zuerst fasse ich hier die morphologischen Verhältnisse der Blüten zusammen.

Dieselben sind zur Reifezeit der Antheren und Pistille 5 mm lang, 3 mm breit und vollkommen im Kelche eingeschlossen (Taf. I Fig. 1), an welchem die Zähne der oberen und unteren Lippe sich eng an einander schließen, mit einer Pinzette jedoch leicht zu öffnen sind (Taf. I Fig. 2).

Fig. 3 stellt den medianen Längsschnitt der Blüte dar. Die ganz an einander gedrängten, runzelig faltigen Kronenblätter, welche die An-

1) Erschienen in ungarischer Sprache in der Zeitschrift der ungar. Akad. d. Wiss. »Mathem- és Természettud. Értesitö« 1906, XXV, 5. F.

theren umschließen, nehmen kaum $^2/_3$ der Höhe der Blüte ein. Oberhalb dieser befindet sich im Inneren des Kelches der hervorstehende Teil des Pistilles, dessen Stigma eingebogen ist. Die Staubblätter sind denen der normalen Blüten entsprechend diadelphisch, neun verwachsen und eins frei, die ersteren in zwei Etagen geordnet mit längeren und kürzeren Filamenten. Sie sind den Raumverhältnissen und dem interkalaren Wachstum zufolge an ihren Basen abwärts, in ihren Mitten aufwärts gebogen (Taf. I Fig. 7). Aus denselben Gründen besitzen auch die Kronenblätter scharfwinklig hinauf- und hinabgebogene, zickzackförmige Falten, welche in der Mitte der Fahnenspreite eine sich von außen nach innen einstülpende, trichterförmige Vertiefung hervorrufen.

Die an einander gedrängten Kronenblätter, welche hier und da mit ihren Rändern leicht verwachsen zu sein scheinen, sind mit einiger Vorsicht von einander trennbar, wonach in denselben die entsprechenden Blätter der normalen Blüte zu erkennen sind. — Die Fahne umgibt die Staubblätter von oben in einem Halbkreis, sie umschließt also nicht — wie in der normalen Blütenknospe — auch die Flügel und das Schiffchen. — Anstatt dessen schließen die Flügelblätter eng an den Rand der Fahne und sind zwischen diese und den verwachsenen Blättern des Schiffchens eingezwängt. Letztere umgeben die Staubblätter von unten und besitzen von außen, in der Richtung ihrer Verwachsungslinie, eine runzelige Rille (Taf. I Fig. 6).

Die Antheren sind vierfächerig und schon in den vorher beschriebenen, sehr kleinen geschlossenen Blüten ganz reif und aufgesprungen. Dieselben sind den aus normalen Blüten entnommenen Antheren gleich gebaut und die in ihnen enthaltenen Pollenkörner von kugeltetraëdrischer Form, mit winkelständigen Austrittsstellen, und einer Größe von 25—30 μ; sie sind morphologisch sowohl, wie auch ihrer Anzahl nach, denen der normalen Blüten ebenfalls gleich.

Aus der Aufsprungsspalte der Antheren ragen die Schläuche der gekeimten Pollenkörner hervor und schlängeln sich im Inneren der Blüte nach allen Richtungen hin. Drückt man die im Inneren der Pollensäcke befindlichen Pollenkörner heraus, so findet man häufig die schon gekeimten mittels ihrer Schläuche in Ballen verwickelt (Taf. I, Fig. 8). Hier und da fand ich auch einige aus nicht aufgesprungenen Antherenwänden herausgewachsene Pollenschläuche.

An den Narben, welche — wie folgt — sich nahe den Antheren befinden, fand ich hier und da eingedrungene Pollenschläuche. Ein Teil solcher Schläuche hing, an seinem Ende das Pollenkorn tragend — aus der Narbe mehr oder weniger heraus. An den Samenanlagen selbst gelang es mir jedoch trotz aller Mühe nicht — wie weiterhin näher zu besprechen ist — das Eindringen der Pollenschläuche zu beobachten..

Das Fruchtblatt ist schon in den noch vollkommen geschlossenen Blüten ebenfalls reif und seine Samenanlagen sind ganz entwickelt. Letztere sind

jedoch etwas kleiner, als jene der normalen Blüten. Sie erreichen eine Länge von 0,34—0,35 mm, während die Länge der Samenanlagen normaler Blüten bis 0,42—0,43 mm steigt.

An den Samenanlagen der kleistogamen Blüten wächst der Nucellus fast immer durch die Mikropyle hervor (Taf. II, Fig. 11), in ähnlicher Weise, wie der Embryosack bei *Torrenia*. Und zwar geschieht dies schon in den ganz kleinen Blüten, bevor noch die Antheren reifen. Mit dem Nucellus wächst dann auch der neben dem Funiculus befindliche Teil des inneren Integumentes wulstartig hervor.

Von dem heraustretenden Teile des Nucellus und dem Embryosacke wird auch der Eiapparat mitgenommen, wogegen der Embryosackkern an verschiedenen Stellen des sich verengenden Halses, sowie im oberen Teil der inneren Embryosackhälfte, beobachtet werden konnte. Die Anzahl der Antipoden und ihre morphologischen Verhältnisse konnten an den Mikrotomschnitten nicht genau festgestellt werden. Ich sah an den zwar sehr zahlreichen, aber die Samenanlagen in verschiedenen Lagen treffenden Schnitten im basalen Teil des Nucellus bald einen, bald zwei der Antipodenkerne. Deshalb sollen auch die Abbildungen der Antipoden in Fig. 11 und 12 als gewissermaßen schematische betrachtet werden. In dieser Richtung sind noch weitere Untersuchungen notwendig, um so mehr, als solche über den Bau und Entwicklungsgang des Embryosackes der Robinie meines Wissens überhaupt ausständig sind.

Der aus der Mikropyle herausgewachsene Teil des Nucellus ist immer in der dem Funiculus entgegengesetzten Richtung gewendet und besteht aus annähernd isodiametrischen oder wenigstens der Länge nach sehr gering gestreckten Zellen; wogegen diejenigen des verengten Halses und die weiter nach unten gelegenen schlauchförmig verlängert sind. Das Hervordrängen des Nucellus scheint also nicht durch Vermehrung seiner Zellen, sondern bloß durch die Streckung derselben zustande zu kommen.

Dieses eigentümliche Verhalten des Nucellus suchte ich auch an Samenanlagen normaler Blüten zu entdecken, und ich fand in der Tat, daß dasselbe auch an den letzteren nicht fehle, jedoch sehr selten vorkomme. Ich mußte mehrere hundert Samenanlagen normaler Blüten untersuchen, bis sich drei oder vier mit hervorgewachsenem Nucellus fanden. Alle anderen waren normal geschlossen (Taf. II, Fig. 12).

Die Frage, wodurch diese eigentümliche Gestaltung der Samenanlagen bedingt wird, bei deren Erklärung ich jede teleologische Spekulation von zweifelhaftem Werte vermeiden will, ist mit voller Bestimmtheit wohl schwer zu beantworten, — man ist jedoch vielfach berechtigt anzunehmen, daß dieses Hervorwachsen des Nucellus die Folge einer Reizwirkung ist, d. h. eines inneren Triebes, die Geschlechtszellen in eine gewisse Richtung vorwärts zu bewegen.

Solche Reizwirkungen kommen jedoch in den normalen Blüten nur an

den Pollenkörnern und nicht auch an den Samenanlagen zur Geltung. Folglich ist man zur obigen Annahme nur dann berechtigt, wenn man zwischen den Samenanlagen der kleistogamen und jenen der chasmogamen Blüten Verschiedenheiten konstatiert, durch welche die nur bei den Samenanlagen kleistogamer Blüten zur Geltung gelangende Reizwirkung begründet wird.

Diesbezüglich scheinen uns die morphologischen Verhältnisse der beiden Samenanlagen soviel wie nichts zu bieten. Um so mehr aber die physiologischen, und zwar jener Umstand, daß die Reife der Geschlechtszellen der kleistogamen Blüten zu einer Zeit eintritt, wo die morphologische, beziehungsweise histologische Entwicklung der einzelnen Blütenbestandteile sich in ihren ersten Phasen befindet.

Jene vorher erwähnten Reizwirkungen treten gewiß nur bei voller Reife der Geschlechtszellen auf. Wenn nun diese Reife bei den Samenanlagen kleistogamer Blüten früher eintritt, als bei denen der normalen, sogar noch zu einer Zeit, wo die Gewebe der Integumente nicht vollendet, also sich noch in der Entwicklung befinden, während bei normalen Blüten nur zu einer Zeit, wo die Integumente vollentwickelt und festgeschlossen sind, so scheint mir die Annahme berechtigt zu sein, daß das Hervordringen des Nucellus aus der Mikropyle fast sämtlicher Samenanlagen der kleistogamen Blüten der Robinie die Folge des frühzeitigen Reifens der Geschlechtszellen ist, und zwar deshalb, weil die ursächliche Reizwirkung, bei nicht vollkommen abgeschlossener Entwicklung der Integumente, zur Geltung gelangen kann. Daß dieser Umstand ausnahmsweise auch an Samenanlagen normaler Blüten vorhanden sein kann, darf mit Recht vorausgesetzt werden, und somit wäre das beobachtete Vorkommen hervorgewachsener Nucellen bei normalen Blüten wahrscheinlich ebenfalls als die Folge des frühzeitigen Reifens der betreffenden Geschlechtszellen zu betrachten.

Das Eindringen des Pollenschlauches in den Nucellus, sowie die ersten Entwicklungsphasen des Embryos, konnte ich, wie erwähnt, nicht beobachten; und zwar zweifellos deshalb nicht, weil die Befruchtung der Samenanlagen nur in außerordentlich seltenen Fällen erfolgt. Ich untersuchte Tausende von Samenanlagen, ohne an ihnen eingedrungene Pollenschläuche, wie sich letztere an den Samenanlagen normaler Blüten so häufig auffinden lassen (Taf. II, Fig. 12), beobachten zu können. Die Pollenschläuche scheinen also, wie dies auch die Untersuchungen Rösslers[1]) an *Juncus bufonius* und *Oxalis acetosella* ergeben, im Inneren der Blüte richtungslos zu wachsen, und die sich oberhalb der Antheren und der Kronenblätter befindliche Narbe nur in selteneren Fällen zu erreichen. — Wenn

---

1) Rössler, W., Beiträge zur Kleistogamie. Inaug.-Diss. München 1900, p. 10 u. 22.

man die Anzahl der Fälle, bei welchen man in die Narbe eingedrungene Pollenschläuche findet, eine geringe ist, um wieviel geringer muß die Anzahl jener Fälle sein, wo man an den aus den Ovarien herauspräparierten Samenanlagen das Eindringen der Pollenschläuche beobachten kann.

Daß die Fälle der Befruchtung äußerst selten sind, beweist auch die sehr geringe Samenzahl. Ich fand nämlich in diesem Herbste, daß auf 100 Inflorescenzen nur 54 Hülsen entfielen mit insgesamt 69 Samen. Somit kommen auf einen Blütenstand etwa 0,7 Samen. Wenn wir durchschnittlich eine Blütentraube mit 20 Blüten und eine Blüte mit 18 Samenanlagen berechnen, so treffen also auf 360 Samenanlagen 0,7 Samen, woraus sich ergibt, daß 511 Samenanlagen nur einen Samen erzeugen. Dagegen konnte ich an den Fruchtbeständen einer sich neben der kleistogamen befindlichen normalblütigen Robinie, auf ebenso vielen Samenanlagen 49 Samen feststellen. Daß diese geringe Samenzahl nicht etwa aus einer Nichtentwicklung der befruchteten Eizelle resultiert, sondern die Folge davon ist, daß Pollenschläuche zu der vorher genannten großen Anzahl der Samenanlagen überhaupt nicht gelangen, ergibt sich nicht nur daraus, daß ich an den untersuchten Samenanlagen keine Pollenschläuche fand, sondern wird, wie weiter unten näher besprochen werden soll, auch durch die morphologischen Verhältnisse der reifen Hülsen bestätigt.

Aus den erwähnten Gründen konnte ich also die Entwicklung des Embryos nicht von dem Beginne der Befruchtung an verfolgen, sondern erst in jenem späteren Entwicklungszustande, bei welchem die befruchteten Samenanlagen durch die Entwicklung der Hülse und in diesen sich durch ihre Größe verrieten.

Hier konnte ich beobachten, daß sich der Embryo — wie zu erwarten — in die allein sich weiterentwickelnde auswärtige Embryosackhälfte zurückschiebt, während der verengte Halsteil und jener aus der Mikropyle hervortretende Teil des Nucellus sich nicht bedeutend weiter entwickeln. Den Suspensor enthaltend, ragt letzterer jedoch auch weiterhin zwischen den wachsenden Integumenten bis zur Außenfläche der Samenschale hervor. Dies ist aus Fig. 13 der Taf. II zu entnehmen, wogegen Fig. 14 sich auf einen Samen bezieht, welcher dem Fruchtstande einer neben der kleistogamen gewachsenen normalblütigen Robinie zur gleichen Zeit entnommen ist.

Eine vollkommen entwickelte Blüte ist in den Fig. 5 und 6 der Taf. I abgebildet. Der Kelch scheint sich im Vergleich zu dem oben beschriebenen geschlossenen Zustande, kaum etwas weiter entwickelt zu haben. Aus demselben dringen jedoch nach und nach die Petalen und das Pistill hervor.

Zuerst wächst letzteres empor, wobei die Zähne der Kelchlippen geöffnet werden, der Griffel jedoch noch immer eingebogen, und die Narbe eingeschlossen bleibt (Taf. I, Fig. 4). Mittlerweile wachsen auch die Kronenblätter, bleiben jedoch einstweilen im Inneren des ausgebauchten Kelches

und treten nun später bei teilweisem Einreißen der Einschnitte 1—2 mm über denselben heraus. — Dieselben sind jedoch auch in diesem Zustande runzelig gefaltet und eng an einander gedrängt. Das Ovarium trägt nun den freigewordenen, peitschenförmig gekrümmten Griffel. — Die auf diese Weise ganz entwickelte Blüte erreicht eine Breite von 5 mm, eine Länge von 6—7 mm ohne Griffel, mit demselben aber 10—11 mm (Taf. I Fig. 5).

Die reifen Hülsen enthalten, wie erwähnt, nur selten und sehr wenig Samen, meistens nur einen, selten zwei oder drei. Im ersteren Falle sitzt der Same immer in dem zum Griffel gewendeten Hülsenteile, und zwar an der Stelle der ersten bis sechsten, vorwiegend aber dritten Samenanlage, vom Griffel an gerechnet. — Hieraus erklärt sich die für die kleistogame Robinie charakteristische birnenförmige Hülse (Taf. I, Fig. 9).

Während die Kronenblätter der chasmogamen Blüten bald abfallen, bleiben dieselben an den Basen der aus kleistogamen Blüten hervorgegangenen Hülsen bis zur Reife der letzteren sitzen. — Jener Umstand, daß sich in den einsamigen Hülsen der Same immer in der Nähe des Griffels befindet, zeigt — wie schon vorher erwähnt — daß in denselben nur ein einziger Pollenschlauch eindrang oder zu mindestens, daß in das Innere des Ovariums nur einer gelangte; denn wären selbst mehrere Pollenschläuche in das Ovarium eingedrungen und somit mehrere Samenanlagen befruchtet, von denen nur eine zur Weiterentwicklung schritt, so müßte man auch bei Vorhandensein nur eines Samens, letzterem bald in diesem, bald in jenem Teil der Hülse begegnen. — Da dies nicht der Fall ist, muß diese Erscheinung dahin erklärt werden, daß ein in das Innere des Ovariums eingedrungener einziger Pollenschlauch jene Samenanlage befruchtete, welche ihm im geeigneten Zustande zuerst auf seinem Wege begegnete.

Bei einer Wiederholung, bzw. Ergänzung meiner Untersuchungen und namentlich jener, welche sich auf den Befruchtungsvorgang und die Entwicklung des Embryo beziehen, sollten also dem vorher Auseinandergesetzten entsprechend, hauptsächlich Samenanlagen aus dem oberen Ende des Ovariums untersucht werden, da hierbei die Wahrscheinlichkeit, geeignete Mikrotomschnitte zu erhalten, eine viel größere ist, als wenn man sämtliche Samenanlagen der Ovarien präparieren würde.

Unsere beiden kleistogamen Robinie-Exemplare, welche neben einander zwischen einer Reihe alter chasmogamer Individuen derselben Spezies am Straßenrande stehen, sowie auch ihre Wurzelausschläge, deren einer schon, wie erwähnt, kleistogame Blüten trug, sehen vollkommen gesund aus. Trotz der normal entwickelten schön grünen Laubblätter weicht ihr Habitus dennoch von jenem ihrer zahlreichen normalblütigen Nachbarn dadurch ab, daß sich ihre Äste etwas horizontal ausbreiten und gewissermaßen tortuös entwickelt haben. Den Grund ihrer auffallenden Zerbrechlichkeit glaube ich in dem mehr als bei normalblütigen Exemplaren verlangsamten Wachstum, bzw. der hieraus sich ergebenden größeren Gefäßanzahl suchen zu dürfen.

Die Bäume blühen nicht jedes Jahr. Seit dem ersten Beobachtungsjahre 1902 haben sie nur in den Jahren 1904 und 1906 geblüht, in den Zwischenjahren jedoch nicht, oder zum mindesten so spärlich, daß die Blüten unbemerkt blieben. — Früchte wurden nur im letzten Jahre hervorgebracht, und bezieht sich die Berechnung, welche ich bezüglich des Verhältnisses zwischen der Anzahl der Samen und jener der Samenanlagen vorher mitteilte, eben auf dieses Jahr, während die Bäume früher steril gewesen sein sollen. — Da die spärlich auftretenden kleinen Hülsen leicht unbemerkt bleiben können, möchte ich das gänzliche Ausbleiben des Fruchtertrages in den erwähnten Jahren mit Bestimmtheit doch nicht behaupten.

Auf Grund des vorigen gehe ich nun zur Ätiologie der beschriebenen kleistogamen Blüten über, und ich sollte mich nun zuerst mit den Auffassungen und Ergebnissen jener zahlreichen Forscher befassen, welche die Ursachen der Kleistogamie eingehender studiert haben.

Die Anschauungen, welche sich diesbezüglich in der fast 200 jährigen Literatur der Kleistogamie vorfinden, sind einesteils Folgerungen, welche auf jene äußeren Verhältnisse basiert sind, durch welche die Entstehung kleistogamer Blüten an Pflanzenarten, auch mit chasmogamen Blüten, gefördert zu werden schien. Es wurden so für die Ursachen der Kleistogamie, von Fall zu Fall, die betreffenden äußeren Verhältnisse betrachtet. Andererseits hat man aber die Frage der Kleistogamie, besonders seit Darwin, vielfach von den Gesichtspunkten der Zweckmäßigkeitslehre aus behandelt und um die »Ursache« zu erklären, suchte man die Vorteile, welche die kleistogame Blüte der Pflanze im Kampf ums Dasein gewähre, herauszufinden. — Während man bei dem ersteren Vorgehen die Pflanzen öfters bloß als ein, in seinen Eigenschaften von rein äußeren Verhältnissen regulatorisch beeinflußbares Wesen betrachtete, betrat man mit den teleologischen Betrachtungen häufig ganz das Gebiet der Psychologie und verlieh der Pflanze ein tierähnliches Geistesleben.

Unter jenen äußeren Verhältnissen, welche als Ursache der Kleistogamie hervorgehoben werden, finden wir die verschiedensten angegeben. Mangelnde Wärme (Linné), erhöhte Temperatur (Graebner), Lichtmangel (Kerner), starke Insolation (Darwin), Trockenheit (Eggers), erhöhte Feuchtigkeit (Errera und Gevaert), schlechter Boden (Torrey und Gray) usw. sind alles Umstände, welche sich in verschiedenen Fällen als Urheber, beziehungsweise als Förderer der Kleistogamie erwiesen haben sollen.

Wie früher schon erwähnt, kann jedoch auf Grund der Umstände, unter denen sich die untersuchten kleistogamen Robinien-Exemplare befinden, mit voller Bestimmtheit angenommen werden, daß dieselben unter vollkommen gleichen äußeren Einwirkungen stehen, wie ihre normalblütigen Nachbarn. Ich war also genötigt, von einer weitergehenden Prüfung der auf äußeren Verhältnissen basierten Erklärungen abzusehen und mich vielmehr auf den Standpunkt zu stellen, daß wir es im vorliegenden Falle mit

einer inneren Eigenschaft der Pflanze zu tun haben. Dem entsprechend suchte ich, behufs Erklärung der Frage, die Gesamterscheinung der Kleistogamie in ihre Komponenten zu zerlegen und für die Zwecke der ätiologischen Betrachtungen die näheren, entwicklungsgeschichtlichen Momente zu benutzen.

Da also für meine Untersuchungen die verschiedenen Ansichten über die Wirkung äußerer Verhältnisse auf die Kleistogamie fast belanglos waren, glaube ich von einer weiteren, eingehenderen Rekapitulation der Einzelheiten der literarischen Angaben absehen zu können, um so mehr, als ich diesbezüglich auf die sehr ausführlichen Angaben und Zitate Knuths[1]) und Göbels[2]) hinweisen kann.

Da das Auftreten kleistogamer Blüten an *Robinia pseudacacia* bisher nicht beobachtet wurde, scheint mir die Annahme berechtigt, daß die Eigenschaft, solche Blüten anzusetzen, bei dieser Pflanzenart nicht vorhanden ist, weshalb wir also die Kleistogamie an unseren Bäumen als eine ohne Übergang, sprungweise aufgetretene Eigenschaft zu betrachten haben. — Aus jenem Umstande ferner, daß die Bäume bezüglich des Lichtes, der Luftfeuchtigkeit, Bodengüte, Wärme, kurz sämtlicher ihnen zu Teil werdenden äußeren Faktoren und auch bezüglich der von mir genau untersuchten Anzahl und Entwicklung ihrer Bakterienknöllchen, in demselben Zustande sind, als ihre normalblütigen Nachbarn, geht es ebenfalls hervor, daß wir es mit einer inneren Eigenschaft und nicht mit einer, durch die regulatorische Wirkung äußerer Verhältnisse bedingten Erscheinung zu tun haben. — Dieses wird drittens auch dadurch bestätigt, daß die Erscheinung konstant zu sein scheint, zu welcher Annahme nicht nur die an den zwei alten Bäumen durch sechs Jahre hindurch gemachten Beobachtungen berechtigen, sondern auch jene Umstände, daß ein 6—8jähriger Wurzelausschlag derselben in diesem Jahre schon ebenfalls kleistogame Blüten trug, und ferner, daß einer der beiden neben einander stehenden Bäume fast mit Bestimmtheit als wahrscheinlich durch vegetative Vermehrung entstandener Nachkomme des anderen zu betrachten ist, welcher also die ererbte Eigenschaft, kleistogame Blüten zu tragen, bis zu seinem jetzigen 30—40jährigen Alter bewahrt hat.

Letztere Annahme scheint eine etwas willkürliche zu sein, sie soll auch nur als eine Supposition betrachtet werden, welche aber sehr wahrscheinlich ist, denn es ist kaum denkbar, daß gelegentlich der Anlage der erwähnten, ausgedehnten Robinienreihe, zwei kleistogame Exemplare neben einander geraten sein sollten. — Viel einleuchtender ist dagegen die zuerst erwähnte Auffassung. Genauere Feststellungen gehören insofern zur Un-

---

1) Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie, 1898, I, p. 62.

2) Göbel, K., Die Kleistogamenblüten und die Anpassungstheorien. Biolog. Centralbl. 1904, p. 673, 737, 769.

möglichkeit, als bei dem angegebenen Alter unserer Bäume, ein um einige Jahre differierender Altersunterschied nur durch Fällen derselben sich nachweisen ließe.

Mit Rücksicht auf jene Ansichten, welche die kleistogamen Blüten nur durch Wirkungen äußerer Verhältnisse entstehen lassen, ähnlich wie etwa Chlorose durch Mangel an Eisen, Nanismus durch ungünstige Ernährungsverhältnisse oder Mißbildungen durch Pilze oder Milben verursacht werden, möchte ich hervorheben, daß man zu dieser Ansicht nur dann berechtigt wäre, wenn Individuen solcher Pflanzenarten, welchen die Eigenschaft, kleistogame Blüten anzusetzen, abgeht, durch abgeänderte äußere Verhältnisse diese Eigenschaft gegeben werden könnte. Dieses wird jedoch nicht gelingen, da sonst sämtliche Pflanzenarten reichlich Gelegenheit hätten, ihre latente Kleistogamie zum Vorschein treten zu lassen, was bekanntlich nicht der Fall ist.

Daß die Entstehung kleistogamer Blüten an Pflanzen, welche solche hervorzubringen gewohnt sind, durch die Modifizierung der Ernährungsverhältnisse verschiedentlich beeinflußt werden kann, ist durch zahlreiche Beobachtungen, besonders durch die Experimente Göbels hinreichend bewiesen. Dieser Umstand kann zur kausalen Beantwortung der Frage jedenfalls sehr wertvolle Anhaltspunkte bieten. — Zu einer Auffassung jedoch, laut welcher die inneren Eigenschaften der Pflanze bei der Erscheinung völlig ausgeschaltet werden und die Pflanze etwa wie eine Maschine dargestellt wird, welche zum Ansatz der kleistogamen Blüten, durch äußere Verhältnisse nach Belieben angetrieben werden könnte, berechtigen die erwähnten Beobachtungen noch bei weitem nicht. Ich möchte jener Ansicht Göbels, daß es sich hier »wahrscheinlich um organische Substanzen handeln soll, welche in bestimmter Quantität oder Qualität vorhanden sein müssen, um die Entwicklung chasmogamer Blüten zu ermöglichen«[1]), sowie, daß die Kleistogamie »durch unzureichende Ernährungsverhältnisse bedingt sei«[2]), bei der kausalen Beantwortung der Frage kein Gewicht beilegen. Statt dessen sind wir vielmehr berechtigt anzunehmen, daß unter den Verhältnissen, bei welchen sich die Pflanze entwickeln und zur Fruktifizierung schreiten konnte, ihre Blüten nur soweit variieren können, als es die ganz bestimmten Grenzen des normalen Abänderungsspielraumes der betreffenden systematischen Einheit erlauben. Die außerhalb dieser Grenzen fallende Kleistogamie kann durch äußere Verhältnisse nicht hervorgerufen werden.

Jene Ansichten, nach welchen die Kleistogamie lediglich durch äußere Verhältnisse bedingt wird, scheinen dadurch, daß diese Blüten lediglich Hemmungsbildungen sind, vielfach verstärkt zu sein. So ging auch Göbel

1) a. a. O. p. 769.
2) a. a. O. p. 786.

bei seinen Betrachtungen und Folgerungen, indem er Darwins entgegengesetzte Ansicht widerlegte, ebenfalls von diesem, auch von Asa Gray und anderen angenommenen Motive aus.

Wie aus den vorher beschriebenen Verhältnissen der Blüten der kleistogamen Robinie hervorgeht, haben wir es, morphologisch genommen, in sämtlichen Bestandteilen derselben ebenfalls nur mit einer Entwicklungshemmung zu tun. Diese Hemmung scheint jedoch, wie ich zuvor nachzuweisen suchte, nicht die Folge äußerer Verhältnisse, somit auch nicht jener der Ernährung zu sein, sondern sie ist die unmittelbare Folge einer Eigenschaft, welche die ganze Konstitution der Pflanze beherrscht und sich primär nicht in morphologischen, sondern in den physiologischen Verhältnissen der kleistogamen Blüten äußert.

Um den Fragen der Kleistogamie näher treten zu können, müssen wir also in erster Reihe die physiologische Entwicklung der kleistogamen Blüte verfolgen und ihre Verschiedenheiten von der normalen Blüte in dieser Hinsicht feststellen. Deshalb erwägen wir zuerst jene Verschiedenheiten, welche sich zwischen dem Verhalten der Pollenkörner und der Samenanlagen kleistogamer und chasmogamer Blüten auffinden lassen. — Es wären diese in unserem Falle die Keimung der Pollenkörner innerhalb der Antheren und das Hervortreten des Nucellus aus der Mikropyle.

Normalen Blüten gegenüber können jedoch diese Erscheinungen nicht als neue, sondern bloß als graduell verschiedene betrachtet werden. Daß die Pollenkörner der normalen Blüten bei der Robinie innerhalb der Antheren austreiben, habe ich zwar nicht beobachtet, trotzdem halte ich es nicht für ausgeschlossen, umsoweniger, als nach Göbel bei den chasmogamen Blüten einiger *Viola*-Arten diese Erscheinung vorzukommen pflegt. Was jedoch das Hervorwachsen des Nucellus anbelangt, konnte ich — wie vorher erwähnt — selbst konstatieren, daß dasselbe ausnahmsweise auch an Samenanlagen normaler Blüten erfolgt.

Die erwähnten zwei physiologischen Unterschiede zwischen den chasmogamen und den kleistogamen Blüten der Robinie müssen also, da sie nur graduelle sind, bei der Beantwortung der Kausalitätsfrage ebenfalls außer Betracht gelassen werden, und wir haben unsere Stützpunkte auf andere Verhältnisse zu verlegen. Diesem nachforschend, darf uns nicht entgehen, daß bei den vorher beschriebenen kleistogamen Blüten die volle Reife der Antheren und der Pistille schon bei einem Zeitpunkt eintritt, welchem noch ein bedeutender Teil der morphologischen Blütenentwicklung folgt. Vergleichen wir diese Erscheinung mit jener chasmogamer Blüten, so ergibt sich ein wesentlicher Unterschied. Wir finden nämlich bei letzteren ein Zusammenfallen der Reife der Vermehrungsorgane mit der vollen Entwicklung der Blüte. Dieser Unterschied erscheint mir als wesentlich und besteht also lediglich darin, daß die Geschlechtszellen und zwar die Pollenkörner, und die Bestandteile des Embryosackes, bezie-

hungsweise jene Zellkomplexe, aus welchen die Geschlechtszellen hervorgehen, bei den kleistogamen Blüten, im Verhältnis zur morphologischen Entwicklung der Blüte, viel früher differenziert werden, und somit die Reife dieser Zellen viel eher eintritt, als es bei den chasmogamen Blüten der Fall ist.

Demnach dürfte die Voraussetzung wohl als die wahrscheinlichste gelten, welche annimmt, daß die morphologische Entwicklungshemmung kleistogamer Blüten durch das allzu rasche Ablaufen der physiologischen Entwicklungsperiode und das frühe Reifen der Geschlechtszellen, oder wenn man den ganzen Prozeß von Anfang betrachtet, durch das Vorhandensein der Vorbedingungen dieser frühzeitigen Maturität bedingt wird. Dieser Schluß fordert eine Umkehrung in chronologischer Hinsicht jenes Göbelschen Satzes[1]), laut welchem wir »die morphologische Periode vielfach abgekürzt finden, trotzdem aber die Reifungsperiode einsetzt«.

Dieser Schluß wird jedenfalls nicht nur durch die Verhältnisse der kleistogamen Robinienblüten, sondern auch durch das Verhalten der kleistogamen Blüten anderer Pflanzenarten gefordert.

Trotz der besagten Gegensätze scheint meine Ansicht betreffend die Hemmungsursachen kleistogamer Blüten, mit den experimentellen Untersuchungen Göbels in keinem Widerspruche zu sein. Ja sie wird sogar durch dieselben gewissermaßen verstärkt und bestätigt.

Dieselben ergaben nämlich, zum Teil im Einklange auch mit den Beobachtungen anderer vorher erwähnter Verfasser, daß durch ungünstige Ernährungsverhältnisse die Entstehung kleistogamer Blüten gefördert werde. Zu diesem Satze fügt Göbel wohl mit Recht noch hinzu, »in Korrelation mit den vegetativen Organen«. — Wenn wir nun in Betracht ziehen, daß die Geschlechtszellen bzw. jene Zellkomplexe, aus welchen diese hervorgehen, in den jüngsten und deshalb minder ernährten Teilen der Pflanze ihren Sitz haben, und daß durch mangelhafte Ernährung, wie es zahlreiche Beispiele beweisen, die Bildung der Fruktifikationsorgane, d. h. der Geschlechtszellen, beschleunigt wird, so scheinen auch die Versuche Göbels bezüglich der unmittelbaren Ursache der morphologischen Entwicklungshemmung kleistogamer Blüten dieselbe Ansicht zu unterstützen, welche ich vorher äußerte; nur verlieh Göbel den Ergebnissen seiner Versuche eine ganz andere Bedeutung, indem er annahm, daß ungünstige Ernährungsverhältnisse imstande sind, die Entwicklungshemmung der Blüte direkt zu bedingen.

Entsprechen meine vorherigen Folgerungen der Wirklichkeit, so habe ich dennoch nur jene Frage beantwortet, warum an den kleistogamen Blüten die morphologische Entwicklungshemmung eintritt. Dagegen muß die weitere

1) a. a. O. p. 676.

Frage: wodurch das frühzeitige Einsetzen der Reifungsperiode bedingt wird, offen gelassen oder nur so beantwortet werden, wie es vorher geschah, daß nämlich diese Erscheinung die Folge innerer Ursachen und Eigenschaften bestimmter Pflanzenarten sei, welche durch äußere Verhältnisse zwar beeinflußt, jedoch nicht hervorgerufen werden kann. — Eine bestimmtere Beantwortung der Frage wird, solange wir über die Ursachen, welche die betreffenden Pflanzenzellen zu Geschlechtszellen zu werden zwingen, nichts Bestimmteres wissen, wohl kaum zu erwarten sein. —

Öfters, als von kausalen, wurde die Kleistogamie von teleologischen Gesichtspunkten aus betrachtet.

Darwin[1]) sieht auch in der Kleistogamie eine durch den Kampf ums Dasein erworbene Anpassung, betrachtet daher die kleistogame Blüte als »speziell modifiziert« und erklärt aus Gesichtspunkten der Zweckmäßigkeitslehre diese Einrichtung als Schutz der Geschlechtsorgane und Sicherung der Befruchtung. — Durch Kirchner und F. Ludwig wurde ferner hervorgehoben, daß die »Ursache« der Kleistogamie möglicherweise im Mangel an Bestäubungsvermittlern zu erblicken sei. Suchte H. Müller die Erscheinung durch Ausbleiben der Samenbildung in chasmogamen Blüten zu erklären, so sahen Knuth z. B. im Schutze der Samen, Burck bei *Myrmecodia* im Schützen gegen Ameisenfraß die Ursachen der Kleistogamie.

Diese und andere Auffassungen, welche der Zweckmäßigkeitslehre gewisse Anhaltspunkte bieten, dürften zur exakten Erforschung des kausalen Sachverhaltes soviel wie nichts beitragen. Größtenteils sind es Ideen und Spekulationen, welche zwar zufälligerweise ganze Gruppen von Ursachen, die auf die Entwicklungsgeschichte der Pflanze oder der Art in der Tat Einfluß ausüben, betreffen können, jedoch nur Gedanken sind, laut welchen der Pflanze ein höheres Sinnesleben zugemutet wird, als es gestattet wäre. — Von Göbel wurde die Auffassung Knuths, nach welcher die Kleistogamie bei gewissen Pflanzen sich im Sommer äußere, weil zu dieser Zeit »die Konkurrenz« um die Kreuzungsvermittler unter den Blumen eine größere sei, wohl mit Recht als »abschreckendes Beispiel teleologischer Scheinerklärung« bezeichnet. Bei Beantwortung kausal unbeantwortbarer biologischer Fragen flüchtet man sich zu dieser Lösungsart leider sehr häufig. So tat es auch Burck[2]), bezüglich der *Myrmecodia tuberosa*, deren Kleistogamie er folgendermaßen zu erklären versucht: »Hier bleibt uns nichts anderes übrig als die Erklärung (!), daß die Natur, als sie einsah, daß *Myrmecodia* unvollständig befruchtet wurde und nur wenig Samen brachte, noch bei Zeiten ihren Plan änderte und die Blüte so umgestaltete, daß sie fortan

1) The different forms of Flowers. Die verschiedenen Blütenformen. Übersetzung von J. V. Carus. 1877.

2) Burck, W., Über Kleistogamie im weitesten Sinne und das Knight-Darwinsche Gesetz. — Annales du jardin botan. d. Buitenzorg, 1890, VIII. p. 129.

unabhängig von Insektenbesuch wurde.« Im weiteren sucht Burck die Erscheinung noch folgenderweise zu erklären[1]): »Da die Ameisen durch ihren wiederholten Besuch gewöhnlich mehr Schlimmes als Gutes anrichten, so können wir uns leicht vorstellen, daß es für einen geregelten Fruchtansatz ein großer Vorteil war, den Zugang zu den Blüten vor diesen ungeladenen Gästen zu verschließen.« Diese Ansichten sind Gedanken, welche sich für die Beleuchtung der Stützen der Zweckmäßigkeitslehre vielleicht verwenden lassen; wenn aber Burck diese Hypothesen zugleich als »Erklärungen des Phänomenes« betrachtet[2]), so ist das gewiß ein großer Irrtum.

Ansichten dieser Art sollten exakten Untersuchungsergebnissen nie angeschlossen werden, um so weniger, als sie nicht nur zur Aufklärung der Frage gar nichts beitragen, sondern auch häufig unwillkürlich zu sehr kühnen entwicklungsgeschichtlichen Behauptungen führen, deren Unrichtigkeit, mangels exakter Angaben, nicht beweisbar ist, und so das Aufsprießen von Unkraut in der Wissenschaft befördern.

Was sich aus den beschriebenen Verhältnissen der kleistogamen Blüten der Robinie bezüglich der Frage der Zweckmäßigkeit ergibt, kann kurz in folgendem zusammengefaßt werden. Die Kleistogamie erweist sich in diesem Falle als eine nachteilige Eigenschaft, denn sie verhindert die Befruchtung und somit den Samenertrag derart, daß die betreffende Pflanzenform auf sich selbst verlassen, bald aussterben würde.

Die Eigenschaft, kleistogame Blüten zu erzeugen, wäre also in diesem Falle für eine »richtungslos« entstandene zu betrachten, welche nicht nur keinen Nutzen gewährt, sondern im Gegenteil, die Pflanze derart schwächt, daß sie im Kampf ums Dasein, gerade von einer ihrer wirksamsten Waffen, sich entsprechend vermehren zu können, beraubt ist.

Figuren-Erklärung.

Tafel I und II.

Fig. 1. Reife kleistogame Blüte. Seitenansicht. 7 : 1.
Fig. 2. Dieselbe von vorne, mittels Pinzette geöffnet. 7 : 1.
Fig. 3. Dieselbe im medianen Längsschnitt. 7 : 1.
Fig. 4. Dieselbe in einem späteren Entwicklungszustande. 7 : 1.
Fig. 5. Ganz entwickelte kleistogame Blüte. 7 : 1.
Fig. 6. Dieselbe mit zurückgebogenem Kelche. 5 : 1.
Fig. 7. Freigelegte Antheren aus derselben Blüte. 6 : 1.
Fig. 8. Aus der Spalte der Anthere herausragende Pollenschläuche. Neben denselben keimende Pollenkörner zerstreut und zu einem Ballen verwickelt. Rechts ein Teil der fibrösen Wandungsschicht der Anthere. 325 : 1.

---

1) a. a. O. p. 133.
2) a. a. O. p. 144.

Fig. 9. Aus einer kleistogamen Blüte entstandene Hülse, mit einem Samen. 1 : 1.

Fig. 10. Normale Hülse in demselben Entwicklungszustande. 1 : 1.

Fig. 11. Samenanlage aus einer kleistogamen Blüte, mit herausgedrungenem Nucellus. 140 : 1.

Fig. 12. Samenanlage im gleichen Entwicklungszustande, aus einer normalen Blüte entnommen. In die Mikropyle wächst ein Pollenschlauch hinein. 140 : 1.

Fig. 13. Medianer Längsschnitt durch einen in Entwicklung begriffenen Samen. Der Embryo befindet sich in normaler Lage, der ursprünglich herausgewachsene Nucellus ragt jedoch, den Suspensor enthaltend, bis zur Oberfläche der Samenschale hervor. 50 : 1.

Fig. 14. Normaler Samen in gleichem Entwicklungszustande. 50 : 1.

Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 6

Fig. 10

Fig. 7

Fig. 9

Fig. 5

Fig. 8

Del. Dr. J. Tuzson.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Fig. 11

Fig. 12

Fig. 13

Fig. 14

Del. Dr. J. Tuzson.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.